云 南 植 物 研 究 1994; 增刊 VI: 121—126
Acta Botanica Yunnanica

九子母科 Podoaceae 的系统演化、起源和物种替代

李 恒

(中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)

摘要 (1) 九子母科 Podoaceae Baillon ex Franchet 含 2 属 3 种：贡山九子母 *Dobinea vulgaris* Buch.-Ham. ex D.Don 为直立常绿灌木；分布于尼泊尔、锡金、米什米地区，西藏墨脱、下察隅和独龙江流域。其它 2 种为多生年草本或亚灌木：九子母(羊角天麻—指块根) *D. delavayi* 分布于怒江河谷以东的康滇地区(四川西南部、云南西北部、中部)，泰国九子母(拟) *Campylopetalum siamense* Forman 局限在泰国北部清道地区:根据现代分布区，九子母科是一个北温带东亚大陆西部起源的东亚科。(2) 比较本科 3 种九子母的生活型，形态特征之后，认为泰国九子母属 *Campylopetalum* 是九子母属 *Dobinea* 的一部分，名为 *Dobinea siamensis* (Forman) H.Li。剖析各个种的原始性状和进化性状之后, 认为贡山九子母 *D. vulgaris* 是九子母科现存最原始的种, 泰国九子母 *C. siamense* 兼有多项原始性状和极为特化的进化性状，在系统上与贡山九子母比较接近，九子母 *D. delavayi* 是最进化的种。(3) 九子母科的现存原始种的分布区包括独龙江和新生的陆地东喜马拉雅南部地带。由于东喜马拉雅地区成陆历史较晚，大约在晚第三纪之末, 贡山九子母可能在它成陆之前就已发生并向东扩散到康滇地区, 于是认为九子母科亦即贡山九子母的起源地应是独龙江这块古陆而不是东喜马拉雅地区。(4) 在更新世冰期尚未降临和高黎贡山、横断山脉尚未抬升到 2000 m 高度之前, 九子母科植物拥有一个连续的分布区。后因山原强烈抬升和气候寒化、旱化相加叠，连续分布区的东部和南部都出现了间断。并在原分布区的南端出现了新型生态种泰国九子母, 在分布区东侧被较进化的九子母 *D. delavayi* 所替代。在生态条件均一的情况下九子母科建造了连续完整的分布区，随着生态环境的分异，原分布区也出现了分离、间断和种系的替代。

关键词 九子母科, 系统演化, 起源, 物种替代

PHYLOGENY, ORIGIN AND SPECIES REPLACEMENT OF PODOACEACE

LI Heng

(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,* Kunming 650204)

Aabstract (1)Podoaceae Baillon ex Franchet includes 2 genera, 3 species. *Dobinea vulgaris* Buch-Ham. ex D .Don is an erect evergreen shrub distributed in Nepal, Sikkim, Mishimi, Metog and Zayu of Tibet as well as Dulongjiang valley. The other 2 species are perennial herbs or subshrubs. *D. delavayi* distributes in the Xikang-Yunnan area (southwest Sichuan,northwest and central Yunnan) east to the Salween draianage, *Campuylopetalum siamense* Forman is restricted

• 国家自然科学基金和云南省科委基金资助项目

1992-05-21 收稿

Doi Chiengdo, Me Na Lao drainage of northern Thailand. According to the present distribution area, Podoaceae is an east Asian family originated in East Asia continent of the north tempoerate. (2) Comparison of the life form and morphological characteristics of the three Podoaceae species shows that *Campylopetalum* is a part of *Dobinea*, with the name of *Dobinea siamensis* (Forman) H. Li And after analysing the primitive and evoluted features of each species, *D. vulgaris* is the most primitive existing species of Podoaceae, and *C. siamense*, closed to *D. vulgaris*, possesses both primitive and advanced characteristics. *D. delavayi* is the most advanced one in the family. (3) Distribution of *D. vulgaris* includes Dulongjiang drainage and the new continent, south of eastern Himalaya, formed in the end of the late Tertiary Period. *D. vulgaris* appeared possiblely before Himalaya formation and went to Himalaya from Dulongjiang area, the original place of Podoaceae, not vice virsa. (4) Before the glacial periods of the Pleistocene epoch came and Gaoligongshan Mountains and Heduanshan Mountains reached 2000 metres high, the Podoaceae plants occured a connecting distribution area. Later, with the violent rise of the mountains and effect of the frigidized and aridized climate,disjuncted areas appeared in the east and south of the connecting area.In the south of the original area, a new ecological species, *Campylopestalum siamense*, appeared and in the east of the distribution area, *D. vulgaris* was replaced by *D. delavayi*. Podoaceae has built a connecting and complete distribution area under the same conditions. With the difference of the ecological environment, disjunctions and species replacement occured in the formed distribution area.

Key words Podoaceae, Phylogeny, Origin, Species replacement

一、九子母科的形态特征和地理分布

九子母科 Podoaceae，灌木或具根茎的多年生草本，叶互生或对生，单叶不分裂，或掌状 3 裂，羽状脉，或 3 出掌状脉，边缘具锯齿，无托叶。花小，单性，异株；排列成顶生或腋生的聚伞，圆锥状或总状花序。雌花苞片常很大，叶状，膜质。雄花序上的雄花苞片小；花萼 4—5 裂，张开；花瓣 4—5，覆瓦状或镊合状排列；雄蕊 8—10,花药外向或内向；退化雌蕊有时存在。雌花具花梗，贴生于叶状苞片中脉上；萼无；花瓣无，花盘环状(Vestigial);单心皮组成的子房，具 1 胚珠，从基生的珠柄下垂，珠柄短或线形；花柱顶生，线形外弯；果为双凸镜状，依附在膜质，具网状脉的苞片的中肋上；种子双凸镜状，无胚乳。本科具 2 属 3 种。

1. 九子母属 *Dobinea* 含 2 种。贡山九子母 *D. vulgaris*, 直立灌木，高达 3—4 m, 根木质, 叶对生常绿, 新叶萌发之后,老叶逐渐脱落。叶揉之有辛辣的漆树气味。在独龙江两岸海拔 1300—1830 m 的河谷灌从、箐沟、林缘、疏林中生长普遍。在西藏墨脱，下察隅分布在海拔 1400—1500 m 的山坡阔叶林下。分布于尼泊尔、锡金、米什米地区，亦即限于喜马拉雅山的南坡地带。东界限于高黎贡山西坡(闵天禄 1979,李恒 1993)。

羊角天麻 *D. delavayi*(Baill.)Baill., 系亚灌木状草本或宿根草本，根常部分膨大成纺锤形、近圆柱形，粗达 3—4 cm，束生似百部根状,"九子不离母"因而得名。茎高 70—90 cm，冬时枯萎，叶落。生长在海拔 1300—2200 m 的石灰岩山干草地、灌丛、疏林、林边，主要在石山干草坡或干灌丛中。西界止于澜沧江岸、碧落雪山东坡。以康滇地区为分布中心。分布于云南昆明、安宁、嵩明、禄劝、寻甸、双柏、大姚、永胜、宾川、大理、漾濞、巍山、鹤庆、凤庆、中甸、四川盐边、会东、西昌、布拖、稻城、木里(闵天禄 1979,1980)。

2. *Campylopetalum* 属含 1 种, 泰国九子母 *C. siamense* Forman 多年生草本或亚灌木, 高 1.5 m，叶对生，掌状 3 裂，雄花序分枝对生，每一分枝由 9 个小聚伞花序组成,其外侧有一对具长柄的叶状大苞片,

此苞片卵状长圆形, 先端钝圆, 有小尖凸, 长 4.5—6cm, 宽 1.75—2.25 cm, 雄花花蕊丝状, 长 4 mm, 雌花序圆锥状与 Dobinea vulgaris 的相似, 染色体数目 14。分布于泰国北部 Me Na Lao 流域清道山, 生长海拔 690 m(Forman,1963)。

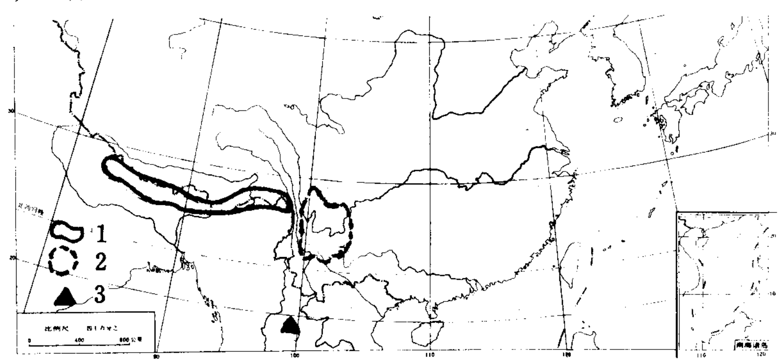


图 1. 东亚特有科: 九子母科 Podoaceae 的间断分布区

Fig. 1. Disjuncted Area of East Asia Podoaceae1. 贡山九子母 *Dobinea vulgaris;* 2. 九子母 *D. delavayi;* 3. 泰国九子母 *Campylopelalum siamense* Forman

九子母科的分布情况如图 1, 沿东喜马拉雅山区径康滇地区到泰国北部, 局限于东亚大陆的西南部, 是一个东亚温带属。在科的分布区范围内, 3 个种的分布区互不重叠, 种与种之间, 属与属之间都呈明显的间断和替代现象。

二、九子母属的系统演化

1. *Campylopetalum* 不是一个特征鲜明的属。L. L.Formam(1963)建立九子母科第二个属 *Campylopetatum* 时, 列举了新属不同于 *Dobinea* 的主要区别点: (1) 叶掌状 3 裂;(2) 雄花序分枝对生, 具叶状大苞片; (3) 雄花花瓣线形, 膝曲, 上部被毛; 花药线状长圆形而非卵形; (4) 雌花花盘不明显, 花柱长线形; (5) 果无翅。但对照 *Dobinea* 属后便可发现, 九子母科两个属的根本区别仅仅在于 *Campylopetalum* 的雄花序有叶状大苞片和花序分枝对称。其它各项都不是本质的差异, 而是属的多样性。例如"果周边无翅"这一现象出现在 *Campylopetalum siamense* 中, 同样 *D. delavayi* 的果也是无翅的。又如: 叶片 3 裂或否通常同时见于同属不同种内, *Acer* 属不是有些种的叶全缘具羽状脉或三出脉, 另一些种的叶则掌状 3—5—7 裂并具种种锯齿吗? 花瓣和花柱长短, 被毛与否也只能是种级水平的特征。

Campylopetalum 的雌花序基本上与 *D. vulgaris* 无异, 雄花序则是一个顶生聚伞圆锥花序, 具 3 对相当远离的Ⅱ级侧枝, 每一侧枝二次三歧等分。最后的分枝 9 枝等长,分别为含 10 余朵花的小聚伞花序。第 1 和第 9 个伞幅的外侧各有一枚大型叶状苞片, (每一个Ⅰ级侧生枝上有 2 枚)。叶状苞片长圆状卵形, 先端钝圆有小尖凸, 长 4.5—6.0 cm,宽 1.75—2.25 cm, 具长柄。这种具大形叶状苞片的雄花序既不同于 *Dobinea,* 也与 *Campylopetalum* 的雌花序大不一致。值得一提的是, 其叶状苞片的形状和脉序并不像 *Campylopetalum* 的叶片, 而与 *Dobinea* 特别是与 *D. vulgaris* 相近似。既然一个种的雌、雄花序可以 回然不同, 在同属不同种中出现叶状苞片更不足为奇了。以此类推, *Campylopetalum* 与 *Dobinea* 很可能是同一个属, *C. siamense* 是 *Dobinea* 属下的一个种: *Dobinea siamensis* (Forman) H.Li, comb.nov. (*Campylopetalum siamense* Forman in Kew Bull. 8(4):355—364. 1983)。

2. *Dobinea vulgaris* 是 Podoaceae 科现存最原始的种。根据上述, 我们将本科 3 个种置于同一等级水平进行系统关系的分析。表 1 比较了 *Dobinea delavayi* 等 3 种的生活型和主要形态特征, 可以看出:

D.siamensis 是 *Dobinea vulgaris* 最近缘的种：其生活型和果与 *D. delavayi* 一致，叶着生方式、雌花序和雄花序的排列式样也与 *D. vulgaris* 相同。*D. vulgaris* 是 Podoaceae 中唯一的常绿灌木种，其叶冬季不落，不分裂也不浅裂具羽状脉序，雌、雄花序对称，叶对生，集中了本科植物的全部原始特征(他赫塔间，1954)。

表 1 Podoaceae 不同种的生活型和形态特征比较

Table 1 Comparison of life-form and other morphological characters of Podoaceae species

性 状	Dobinea delavayi	Dobinea vulgaris	Campylopetalum siamense
1. 生活型	多年生宿根草本或亚灌木	直立常绿灌木	多年生宿根草本或亚灌木(同 D. delavayi)
2. 根系	须根，部分根膨大成纺缍形	主根木质，须根不膨大	须根，不膨大
3. 叶：着生方式	互生	对生	对生
形状	心状卵状，顶生和腋生	非掌状 3 裂,长圆披针形	掌状 3 裂,轮廓三角卵状
脉序	羽状,侧脉	羽状,侧脉	掌状 3 出脉
4. 雌花序：式样	总状，顶生和腋生	对称圆锥状，顶生	对称圆锥状，顶生
花盘	环状	环状	不明显
花柱	长约 0.6 mm	长约 0.6 mm	长约 8 mm
膜质苞片	椭圆形	椭圆形	卵状椭圆形
5. 雄花序：式样	聚伞圆锥状,顶生和腋生	对称圆锥状，顶生	对称圆锥状，顶生
苞片	线形，小	线形，小	二型:1.大叶状、具长柄 2. 细小三角形
花瓣	匙形，长 1.8 mm 具爪，无毛长圆形	匙形，长 1.8 mm 具爪，无毛长圆形	线形，下部弯曲无毛，中上部被毛
退化子房	存在	存在	不明显
6. 果	边缘无翅	边缘具狭翅	边缘无翅(同 D. delavayi)

草本种 *D. delavayi* 和 *D. siamensis* 的进化性状均是 *D. vulgaris* 在适应寒冷或干旱气候中演化出来的，由于冬春干旱，木本型受到排挤，多年生草本应运而生。在泰国北部，温度较高，全年温差不大，但降水年仅 1000 mm 左右，Podoaceae 在这里的代表 *D. siamensis* 建造了适应干旱的性状；雨季发芽，便于昆虫传粉的大型苞片，花丝、花药、花柱均伸长，叶掌状 3 浅裂并具 3 出掌状脉；但同时也保存大部分原始形态特征(叶对生，两侧对称；花序对称等)，因此在系统上 *D. siamense* 是一个进化的种，比 *D. delavayi* 更接近于 *D. vulgaris*。*Dobinea delavayi* 所在的康滇地区，除长达半年的干旱之外，由于纬度偏北，海拔偏高(1000 m 以上)，年均气温远低于泰国北部和独龙江流域，Podoaceae 植物在此适应的结果是大部份原始性状丧失，为了抵抗冬季的干寒，根变成了肉质膨大的块根，对生叶变成了互生叶，花序的对称性也不存在了，收缩成总状或狭聚伞圆锥状，但花序数目增加了，除顶生的外，还有腋生的。从而形成了本科进化程度较高的物种 *D. delavyi*。

根据上述，*D. vulgaris* 是 Podoaceae 现存最原始的种，*D. delavayi* 是本科最进化的种，但是这不等于说 *D. siamense* 是 *D. vulgaris* 和 *D. delaryi* 之间的过渡类型。*D. delavyi* 和 *D. siamense* 都是 *D. vulgaris* 在不同环境下适应演化的产物，都是 *D. vulgaris* 的分枝。其中 *D. delavyi* 的演化过程更快。

三、独龙江流域为 Podoaceae 的起源地

九子母科的原始类群 *Dobinea vulgaris* 现代分布区限于独龙江至东喜马拉雅地区。位于印度板块和欧亚板块的缝合线以南和以东(指独龙江)。这个分布区与 *D. delavayi* 和"*Campylopetalum*"均不重叠, 在科的分布范围内与后两者形成明显的间断。确定 *D. vulgaris* 的起源地就可得知 Podoaceae 的起源地。

D. vulgaris 的分布区在地史上包含两个不同的古南大陆板块: 墨脱、锡金、尼泊尔等地区属印度板块，独龙江流域和缅甸北部属掸马板块。掸马板块与欧亚板块缝合时期远在印度板块之前, 至白垩纪已与北半球的杨子板块融合, 共同成为东亚植物区系的形成与演化的舞台。印度板块西北角墨脱和北部喜马拉雅山的成陆历史一般都在中新世至第三纪末，是一块新生的陆地，拥有比较年青的植物区系。由于九子母科三种不同进化阶段的植物都分布在喜马拉雅山脉东侧的东亚康滇地区和掸马地区, 可以认定九子母科是在喜马拉雅山区尚未强烈隆起时就在掸马地区发生并在康滇地区进行分化了。对 *D. vulgaris* 而言，它的东喜马拉雅分布区是次生的，独龙江是它的原始分布区并至今是它的保存地。

一个科或属的原始类群的起源地就是该科(属)的发祥地，因此 Podoaceae 起源于独龙江地域。

四、分布区的间断和物种的替代

1. 九子母科分布区的历史

虽然九子母科植物都分布在东亚大陆的西侧, 但科的分布区并不连续。*Dobinea vulgaris* 和 *D. delavayi* 被怒江大峡谷所隔离。*Dobinea* 与"*Campylopetalun*"两个属被郸邦高原所间断。

位于印度次大陆和青芷高原缝合线东侧的九子母科分布区深受印度板块俯冲的影响，自中新世到更新世，经历了一个漫长的由准平原到高山的抬升过程，并伴以水热条件的分异。在更新世以前，九子母科的发生地独龙江与邻近地域的水热差异尚不显著，山也不高，河谷切割不深，九子母科植物由独龙江向西和向东的扩散过程不受阻碍。贡山九子母 *D. vulgaris* 那时就可能完成了相当于或接近于全科现代分布区的分布版图。第四纪以来, 青芷高原及其周边地域的强烈抬升导致了全球气候的大幅度寒暖变化, 也导致了九子母科分布区的水热条件的分异。早更新世以来山原抬升强度激增，世界上中、高纬地区和康滇局部地区发生了冰川，独龙江以南以东的草本九子母因多次遭受冰期低温和干旱的伤害而被排挤了，取代它的是新生草本的形成，其结果贡山九子母在康滇高原被适于冬季干旱的多年生草本羊角天麻 *D. delavayi* 所取代，在泰国北部被适于四季干热的草本植物" *Campylopetalum siamense*" 所替代。而贡山九子母 *D. vulgaris* 本身的分布区在此过程中萎缩了。当前,只有独龙江流域、察隅、墨脱和米什米地区，以及锡金、尼泊尔等河谷地带才是木本九子母的最佳避难所。冬季温暖(一月平均温度 8—9.8℃)夏无酷暑(7月平均气温 22.4℃),气温年较差小(12.6℃)；降水丰富(年降水墨脱 2200 mm, 独龙江巴坡 2933 mm,独龙江马库 4795.9 mm), 年内降水分配均匀(独龙江雨季持续 11 个月)，日照率较低(25%),这就是木本九子母 *D. vulgaris* 生存繁殖所必需的气候条件, 那里水热状况达不到生存要求, 木本九子母就可能在那里消失。在康滇高原, 由于半年干旱, 冬季较寒冷, 在掸邦高原以南, 泰国北部, 由于降水较少(1000mm 以下)和四季高温，贡山九子母先后退却了。曾经连续的分布区由此出现间断。在独龙江和墨脱以北的高原地区，由于干旱和寒冷，贡山九子母不曾北上。

九子母科到第三纪末已完成了一个北温带型的连续的分布区，或者说，原始木本种 *D. vulgaris* 的分布范围远比它的现代分布区广大。更新世以来，随着山原的强度抬升和冰期的反复侵袭，已经扩散的分布区发生了萎缩。在新的环境条件下分化了新生类群。从而在原始种和进化种之间形成了隔离地带，在

Dobinea 属分布区内出现了种间的间断，同样九子母科分布区内出现了属间的间断。这就是九子母科分布区连续和间断的历史。

2. 分布区的间断和物种替代

独龙江地区起源的九子母科，每个进化类群的分化都与生态环境的改变相关联。原始木本种 *Dobinea vulgaris* 的现代生境基本上是第三纪相应环境的延续。在偏离它的发生环境的条件下，它就得采取新的适应机制，代之而起的是一个比较年青的新类群。根据前面的分析，草本植物 *D. delavayi* 是九子母科原始种适应康滇地区季节性干旱和冬日寒冷环境的结果。在新的条件下，新的草本种替代了西边的木本种。泰国北部气候比原始产地偏高和全年降水较少是北温带亚热带植物继续南下的障碍。"*Campylopetalum*"又是木本 *D. vulgaris* 由北向南迁移过程中适应干热环境的结果。*D. vulgaris* 因生态隔离不能北上，造成了科分布区的间断。

九子母科内 3 个物种彼此替代首先归因于生态环境的替代。从这一意义上讲，九子母科的物种替代是生态替代。

其 它

1. 根据 L.L.Forman 报道(1963)，*Campylopetalum siamense* 是一个二倍体种，染体数为 14。我们先后数次从独龙江和墨脱采到 *Dobinea vulgaris* 的种子，染色体观察有待进行。

2. 在独龙江采集 *D. vulgaris* 时，搓揉鲜叶和新枝，都可发出漆树般的辛辣气味。这一特征进一步暗示：Podoaceae 与 Anacardiaceae 有近缘关系。

致谢 本文在构思过程中就得到吴征镒院士的启发，成稿后承蒙闵天禄教授审稿并提出许多宝贵意见。

参 考 文 献

〔1〕闵天禄, 1979. 九子母科Podoaceae. 云南植物志, 第2卷. 北京: 科学出版社, 348—351.
〔2〕闵天禄, 1980. 中国漆树科植物地理分布及其区系特征. 云南植物研究, 2(4):390—401.
〔3〕李 恒, 1993. 独龙江地区植物. 昆明: 云南科技出版社, 194.
〔4〕Forman L.L, 1963. A New Genus From Thailand, in Kew Bull, 8(4):355—564.
〔5〕塔赫他间A. 匡可任等译. 1954原版, 1979(中译本). 植物演化形态学问题. 青海省科学技术协会出版.